# Atembewegungen bei den Corixiden.

Von

OSSIAN LARSÉN.

In Bezug auf die Respirationsweise der aquatilen Wanzen können zwei verschiedene Typen unterschieden werden. Bei den beiden ersten Larvenstadien von *Corixa* und sämtlichen Larvenstadien von *Micronecta* und *Aphelocheirus* kommt Hauttracheenatmung mit geschlossenem Tracheensystem vor. Voraussetzungen für diese Respirationsart sind offenbar eine kleine Körpergrösse, eine flache Körpergestalt und eine schwachsklerotisierte Cuticula. Was die *Aphelocheirus*-Larven betrifft, die in ihrem letzten Stadium grösser sind als die Corixidenlarven der beiden ersten Stadien, ist auch ein grösserer Sauerstoffgehalt des Wassers erforderlich. Bei anderen Larven und allen Imagines der aquatilen Wanzen trägt der Körper eine äussere Lufthülle von verschiedenem Umfang, die durch die offenen Stigmen mit der Luft der Tracheen kommuniziert.

Unter Atembewegungen verstehe ich im folgenden alle Bewegungen, die direkt im Dienste der Respiration stehen. Bei den *Corixa*-Imagines können verschiedene derartige Bewegungen in Betracht kommen: 1) Ventilationsbewegungen, die ein Ausstossen und Einsaugen von Luft durch die Stigmen bewirken, 2) Beinbewegungen, die den Gasaustausch zwischen Wasser und Lufthülle beschleunigen und 3) Bewegungen des Körpers, die ein schnelles Luftschöpfen an der Wasserfläche ermöglichen.

Ventilationsbewegungen sind bei den aquatilen Wanzen nicht mit Sicherheit beobachtet worden. Normal dürfte die Diffusion zwischen Lufthülle und Tracheenluft ausreichen, um den Gasaustausch im Körper der Tiere bei der Respiration zur Genüge zu besorgen. Es ist aber möglich, dass die Corixiden beim Luftschöpfen an der Wasserfläche mit Hilfe der abdominalen Dorsoventralmuskeln, die bei den Insekten oft als Atemmuskeln bezeichnet werden, Luft aus den Tracheen ausstossen und bei der Erschlaffung der Muskeln wieder Luft in dieselben einziehen, um die schnelle Erneuerung des Luftvorrats zu erleichtern.

Hagemann (1910) hat bei *Corixa* spezielle Atembewegungen beschrieben. Die Wanze, die sich mit den Mittelbeinen an dem Seeboden oder an Pflanzen verankert hat, schlägt mit den in der Ruhe seitwärts ausgestreckten Hinterbeinen rhythmisch nach hinten, wobei frisches Wasser an der ventralen Luftschicht vorübergefächelt wird. Die früher

vorherrschende Ansicht, dass diese Beinbewegungen durch Sauerstoffmangel hervorgerufen werden sollten, wurde von Botjes (1932) verworfen. Nach ihm werden die betreffenden Bewegungen durch eine bestimmte, nicht zu hohe Kohlensäurespannung ausgelöst. Ähnliche Bewegungen können auch unter gewissen Umständen bei anderen aquatilen Wanzen, wie z. B. *Naucoris*, beobachtet werden. Wenn man ein *Naucoris*-Individuum in abgekochtes Wasser bringt, fängt das Tier an, rhythmische Beinbewegungen auszuführen. Die Beine werden dabei unter dem Abdomen gehalten und sind im Kniegelenk gebogen. Die Schenkel sind nach vorn und nach der Seite gerichtet, während die Schienen und Tarsen nach hinten zeigen. Mit den Hinterfüssen macht das Tier kurze Schläge in der Richtung nach der Körpermitte. Diese Beinbewegungen sind nicht mit denen zu verwechseln, die auf eine gleichmässige Verteilung der Luft über die ganze Ventralfläche des Abdomens zielen und später als die hier besprochenen Bewegungen einsetzen.

Die Imagines der aquatilen Wanzen führen unter Wasser immer einen Luftvorrat verschiedenen Umfangs mit sich, der von hydrofugalen Haaren und den Vorderflügeln an der Körperfläche festgehalten wird. Sie müssen sich längere oder kürzere Zeit an der Wasseroberfläche aufhalten, um ihren Luftvorrat zu erneuern, wenigstens wenn die Temperatur des Wassers nicht zu niedrig ist. Eine Ausnahme bildet jedoch *Aphelocheirus*, welche Wanze nur eine sehr dünne Luftschicht an der Körperfläche trägt und nicht für ihre Respiration genötigt ist, an die Wasserfläche zu kommen (Larsén 1924).

Bei den Wasserwanzen mit einer äusseren Lufthülle funktioniert diese als „eine physikalische Kieme". Die Bedingungen einer derartigen Respirationsweise sind von Ege (1915) klargelegt. Die Tiere verbrauchen den Sauerstoff der Lufthülle, wobei der Sauerstoff-Partialdruck innerhalb dieser fällt. Infolgedessen muss Sauerstoff vom Wasser in die Luftschicht hinein diffundieren, wenn die Sauerstoffspannung im Wasser höher als in der Lufthülle ist. Weil die Stickstoffspannung der Lufthülle steigt, wenn die Sauerstoffspannung sinkt, muss Stickstoff aus der Lufthülle wegdiffundieren. Zwar ist der Invasionskoeffizient des Sauerstoffs etwa dreimal so gross wie der Invasionskoeffizient des Stickstoffs, das Volumen der Lufthülle muss doch allmählich abnehmen, bis die Tiere wieder an die Oberfläche emporsteigen und die Luft erneuern.

Im Gegensatz zu gewissen anderen aquatilen Wanzen, wie z. B. *Notonecta* und *Naucoris*, die beim Luftschöpfen eine längere Zeit an der Wasserfläche hängen bleiben, schwimmen die Corixiden rasch an die Oberfläche, stossen nur einen Augenblick die Oberseite des Kopfs und Pronotums über Wasser und eilen dann wieder in die Tiefe. Hierin liegt ein Schutz gegen solche Insekten, z. B. *Notonecta*, die ihre Beuten an der Wasserfläche nehmen.

Das Luftschöpfen geht also bei den Corixiden mit grosser Geschwindigkeit vor sich. Es ist schwer zu verstehen, dass es so schnell erledigt werden kann. Es ist Grund zu der Annahme, dass die Lufterneuerung durch besondere Bewegungen des Körpers beschleunigt wird. Gewisse anatomische Züge stützen eine solche Annahme, wie ich hier unten zeigen will.

Wenn man Skelett und Muskulatur bei den Corixiden untersucht, findet man, dass gewisse ventrale Längsmuskeln der beiden ersten Abdominalsegmente besonders kräftig ausgebildet sind (Larsén 1945 a u. b). Die Skeletteile, die diesen Muskeln Ansatz gewähren, sind demgemäss auch in einer für die Familie charakteristischen Weise gebaut. In der folgenden Beschreibung dieser morphologischen Merkmale habe ich in erster Reihe die Verhältnisse bei *Corixa geoffroyi* Leach. berücksichtigt. Die Beschreibung gilt aber im grossen und ganzen auch für andere Corixiden.

Die beiden Äste der Metafurca (Abb. 1. *Mf*. Ich verweise auch auf Abb. 30 in meiner früheren Schrift, Larsén 1945 a) bilden eine ziemlich grosse beinahe vertikal gestellte Platte, die in longitudinaler Richtung ausgedehnt ist. Die mediale Fläche dieser Platte bildet die Ursprungsstelle des lateralen ventralen Längsmuskels des ersten Abdominalsegments (*lv 1*). Dieser grosse Muskel zieht von der Metafurcaplatte nach hinten und oben und etwas lateralwärts und setzt an der mächtig ausgebildeten Antecosta des zweiten Abdominalsternums an (*Ac 2*). Diese Antecosta ist medial niedrig, bildet aber beiderseits eine hohe vertikal stehende transversale Leiste, die die Angriffsstelle des genannten Muskels darstellt. An der Hinterfläche der Leiste entspringt ein anderer grosser Muskel, der laterale ventrale Längsmuskel des zweiten Abdominalsegments (*lv 2*). Er verläuft nach hinten und unten und inseriert an dem Vorderrand und der Antecosta des dritten Abdominalsternums.

Das erste abdominale Sternum, das mit dem Metasternum fest vereinigt ist, bildet mit dem zweiten abdominalen Sternum ein deutliches Gelenk. Übrigens ist beiderseits noch ein Gelenk zu erkennen. Es liegt am Körperrand zwischen Metepimerum und dem mit dem zweiten Abdominalsegment fest verbundenen Pleuralsklerit des ersten Segments.

Der Vorderrand des dritten Abdominalsternums (*St 3*) ist medial durch eine Membran (*Mb*) mit dem Hinterrand des zweiten Sternums (*St 2*) vereinigt, weshalb hier eine kleine Verschiebung des dritten Sternums nach vorn möglich ist. Die Antecosta des dritten Sternums (*Ac 3*) beschreibt medial einen weiten Bogen nach hinten. Die nach hinten neigende Antecosta bildet mit dem vor dem medialen Bogen derselben liegenden Teil des Sternums (*Vr*) zusammen eine grosse starksklerotisierte Platte, die die Ansatzstelle der beiden lateralen ventralen Längsmuskeln des zweiten Abdominalsegments bildet. Die Insertionsfläche ist beim Männchen grösser als beim Weibchen, was vor allem der stärkeren Entwicklung der Antecosta zuzuschreiben ist. Beim Männchen

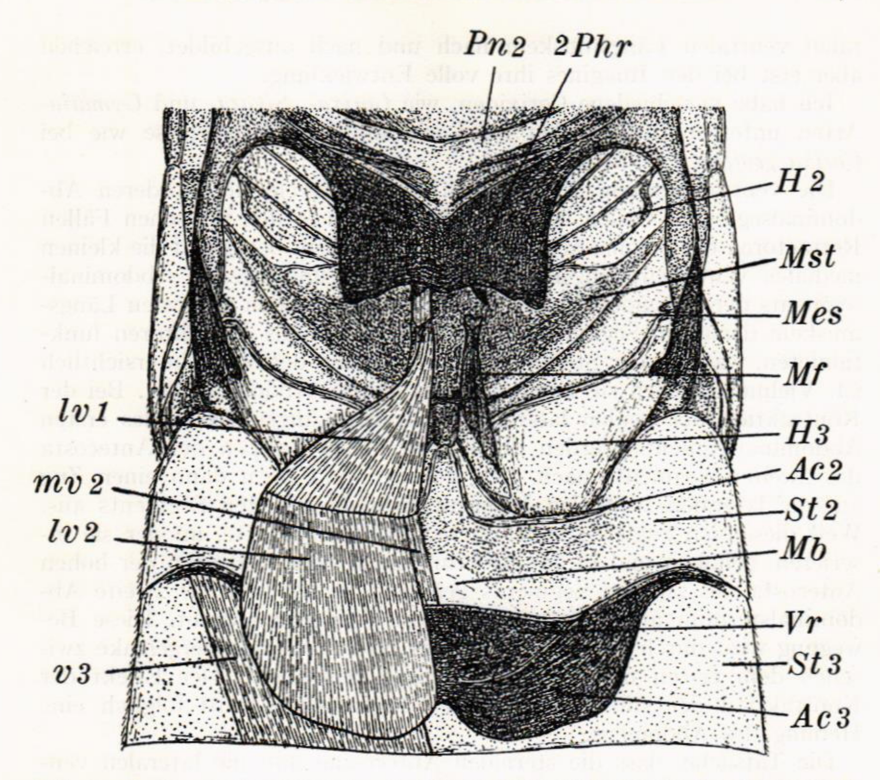



Abb. 1. *Corixa geoffroyi* Leach., ♂. Die ventrale Körperwand im Grenzgebiet zwischen Thorax und Abdomen, von oben gesehen. Einige der ventralen Muskeln sind eingezeichnet. — *Ac 2* Antecosta des 2. Abdominalsegments, *Ac 3* Antecosta des 3. Segments, *H 2* mesothorakale Hüfte, *H 3* metathorakale Hüfte, *lv 1* lateraler ventraler Längsmuskel des 1. Abdominalsegments, *lv 2* lateraler ventraler Längsmuskel des 2. Segments, *Mb* Membran, *Mes* Metepisternum, *Mf* Metafurca, *Mst* Mesosternum, *mv 2* medialer ventraler Längsmuskel des 2. Abdominalsegments, *2 Phr* zweites Phragma, *Pn 2* Mesopostnotum, *St 2* Sternum des 2. Abdominalsegments, *St 3* Sternum des 3. Segments, *Vr* starksklerotisierter Teil des 3. Abdominalsternums, *v 3* ventraler Längsmuskel des 3. Abdominalsegments.

erreicht der Rand der Antecosta, die zum grössten Teil mit dem Sternum fest verschmolzen ist, den Hinterrand des Segments.

Lateral bilden der Hinterrand des zweiten Abdominalsternums und der Vorderrand des dritten Sternums beiderseits ein breites Scharniergelenk.

Ausser den oben genannten Muskeln sind auch zwei mediale ventrale Längsmuskeln in den beiden ersten Abdominalsegmenten zu verzeichnen. Sie sind sehr schwache Muskeln und dienen als Retraktoren der Sternen.

Bei den Larven werden die hier besprochenen Antecostae und late-

ralen ventralen Längsmuskeln nach und nach ausgebildet, erreichen aber erst bei den Imagines ihre volle Entwicklung.

Ich habe verschiedene Corixiden, wie *Corixa-*, *Sigara-* und *Cymatia-*Arten untersucht. Bei allen habe ich ähnliche Verhältnisse wie bei *Corixa geoffroyi* gefunden.

Die ventralen sowie die dorsalen Längsmuskeln der vorderen Abdominalsegmente stellen bei den Heteropteren in den typischen Fällen Retractoren der Segmente dar. Dies trifft auch in bezug auf die kleinen medialen ventralen Längsmuskeln des ersten und zweiten Abdominalsegments der Corixiden zu. Die sehr starken lateralen ventralen Längsmuskeln derselben Segmente können aber nicht als Retraktoren funktionieren, was aus der Stellung und Anordnung der Muskeln ersichtlich ist. Vielmehr stellen sie Levatoren des ganzen Abdomens dar. Bei der Kontraktion der beiden lateralen ventralen Längsmuskeln des ersten Abdominalsegments werden die beiden hohen Lappen der Antecosta des zweiten Segments nach vorn gebogen und üben dann einen Zug auf die lateralen ventralen Längsmuskeln des zweiten Segments aus. Weil diese sich zugleich kontrahieren, wird die Platte, an der sie inserieren, gehoben und in der Richtung nach oben und vorn der hohen Antecosta des zweiten Segments genähert, wobei sich das zweite Abdominalsternum auch etwas um seinen Vorderrand dreht. Diese Bewegung wird durch die Ausbildung der lateralen Scharniergelenke zwischen dem ersten und zweiten Sternum ermöglicht. Der Effekt der Kontraktion der starken ventralen Längsmuskeln wird folglich eine Hebung des Abdomens.

Die Tatsache, dass die sternalen Antecostae und die lateralen ventralen Längsmuskeln des zweiten und dritten Abdominalsegments beim Männchen und Weibchen prinzipiell in derselben Weise ausgestaltet sind, spricht entschieden dagegen, dass die genannten Muskeln bei einem nur dem einen Geschlecht zukommenden Vorgang, wie z. B. der Stridulation oder Eiablage, funktionieren sollten. Wahrscheinlich haben die betreffenden Muskeln auch nicht bei der Kopulation eine wichtigere Funktion zu erfüllen, weil die vorderen Segmente des Abdomens bei dem Paarungsakt ihre gegenseitige Lage kaum verändern.

Die etwas stärkere Entwicklung der betreffenden Leisten und Muskeln bei dem Männchen kann sicher mit Hinweis auf die spezielle Ausgestaltung der letzten in den Kopulationsbewegungen beteiligten Segmente — mit schwereren starksklerotisierten Segmentwänden — ihre genügende Erklärung erhalten.

Es unterliegt meines Erachtens keinem Zweifel, dass die kräftige Ausbildung der betreffenden Muskeln von respiratorischer Bedeutung ist. Fast die ganze Ventralseite des Tieres ist unter Wasser von einer Luftschicht bedeckt, die von zahlreichen hydrofugalen Haaren festgehalten wird. Luft befindet sich auch zwischen Kopf und Pronotum und zwischen diesem und Mesonotum sowie unter den Flügeln und in

den Hohlräumen, die von den Vorderflügeln und den Pleuralteilen der pterothorakalen Segmente gebildet werden und die metathorakalen Stigmen einschliessen. Die Luftmasse unter den Flügeln ist grösser als die an der Bauchseite.

Wenn das Tier beim Luftschöpfen mit dem Vorderende die Wasserfläche durchbricht, biegt es Kopf und Pronotum etwas nach vorn, wobei die Lufthülle des Tieres mit der Atmosphäre in Verbindung gebracht wird.

Das Emporsteigen zur Oberfläche wird nach Botjes (1932) durch Sauerstoffmangel bzw. eine zu geringe Grösse der Luftblase bedingt. Wenn die Wanze sich unter Wasser aufhält, nimmt die Luftblase allmählich ab, wodurch die ventrale Luftschicht immer dünner wird, bis die Wanze genötigt wird, an die Wasserfläche zu schwimmen. Beim Luftschöpfen wird der Luftvorrat wieder komplettiert. Die Luftmasse unter den Flügeln und in den seitlichen thorakalen Hohlräumen muss aber da auch erneuert werden, weil die Lufthülle unmittelbar nach dem Untertauchen atmosphärische Luft enthält, wie Ege (1915) gezeigt hat. Die Erneuerung der Luft unter den Flügeln und in den genannten Hohlräumen kann wohl nicht allein durch Diffusion bewirkt werden, da der Vorgang des Luftschöpfens höchstens 1/2 Sekunde dauert.

Hagemann (1910) vermutet, dass die Luft, die sich zwischen Kopf und Prothorax befindet, beim Untertauchen des Tieres nach der Ventralseite gedrückt wird und zunächst zur Erneuerung der ventralen Luftschicht dient. „Die Schwimmbewegungen beim Untertauchen sowie der Auftrieb der Luft werden hierbei die Luft bis an das Hinterende des Abdomens gelangen lassen.“ Nach Hagemann sollte die Luft unter den Flügeln und in den thorakalen Hohlräumen durch eine enge Passage zwischen Metepimerum und dem Pleuralsklerit des ersten Abdominalsegments von der ventralen Luftschicht aus — wohl durch Diffusion — erneuert werden. Diese Erklärungsweise ist aber auch aus leicht begreiflichen Gründen unzulänglich.

Das Problem kann aber in der folgenden Weise eine ganz befriedigende Erklärung erhalten. In dem Augenblick, wo die *Corixa*-Imago mit ihrem Vorderende die Wasserfläche durchstösst, kontrahieren sich die starken ventralen Längsmuskeln der beiden ersten Abdominalsegmente momentan. Das Abdomen wird gegen die Vorderflügel gedrückt und die Luft unter den Flügeln durch die Passage zwischen Metepimerum und dem Pleuralsklerit des ersten Abdominalsegments nach der Ventralseite des Tieres und weiter durch den Spalt zwischen Kopf und Pronotum bzw. zwischen Pro- und Mesonotum in die Atmosphäre hinausgepresst. Die Passage zwischen Metepimerum und Abdomen wird bei der Hebung des Abdomens etwas erweitert. Bei der auf die Kontraktion folgenden Erschlaffung der Muskeln wird Luft wieder in den Raum unter den Flügeln eingesogen.

Wie ich schon hervorgehoben habe, ist es wahrscheinlich, dass die

dorsoventralen Muskeln des Abdomens zu gleicher Zeit wie die starken ventralen Längsmuskeln der ersten Abdominalsegmente in Funktion treten. Dabei wird der Binnendruck des Tieres erhöht und Luft so weit wie möglich aus den Tracheen ausgepresst.

Bei den *Notonecta*- und *Naucoris*-Imagines, die eine längere Weile an der Wasserfläche hängen bleiben, kann die Lufthülle durch Diffusion erneuert werden.

**Literaturverzeichnis.**

Botjes, O., Die Atemregulierung bei *Corixa geoffroyi* Leach. Z. vergl. Physiol. 17. 1932.

Ege, R., On the respiratory function of the air stores carried by some aquatic insects (Corixidae, Dytiscidae and *Notonecta*). Z. allg. Phys. 17. 1915.

Hagemann, J., Beiträge zur Kenntnis von *Corixa*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. 30. 1910.

Larsén, O., Zur Kenntnis von *Aphelocheirus aestivalis* Fabr. Ark. f. Zool. 16. 1924.

—— Der Thorax der Heteropteren. Skelett und Muskulatur. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2. 41. 1945 a.

—— Das thorakale Skelettmuskelsystem der Heteropteren. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenthorax. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2. 41. 1945 b.